8 月 August
2019, 62(8): 993 - 1002
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http://www.insect.org.cn
doi: 10.16380/j.kcxb.2019.08.012

草地贪夜蛾的性信息素通讯研究进展

江南纪[1,2], 王琛柱[1,2,*]

(1. 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 原产于美洲,具有长距离迁飞特性。该虫于1988年入侵欧洲,2016年入侵非洲,并引起巨大的粮食损失,2018年入侵亚洲,2019年从缅甸传入中国,并在短时间扩散至全国10多个省。草地贪夜蛾依赖性信息素通讯,实现雌雄间识别、交配和繁衍,为了深入研究草地贪夜蛾的性信息素通讯及其机制并开发更高效的预测预报和防治技术,本文综述了草地贪夜蛾性信息素通讯的研究现状。1967年首次报道草地贪夜蛾性信息素为顺9-十四乙酸酯,随后发现有不同的鉴定结果,1986年确认其性信息素由顺9-十四乙酸酯和顺7-十二乙酸酯两个组分组成,其比例为96.6∶3.4时表现出最强的引诱活性。除此而外,对不同地理种群的研究发现,草地贪夜蛾雌蛾的信息素腺体提取物还存在顺9-十二乙酸酯、顺11-十六乙酸酯和反7-十二乙酸酯,田间实验表明这些物质在性信息素通讯中也可发挥作用。根据分子标记和喜食寄主,草地贪夜蛾可分为玉米品系和水稻品系。两个品系在外部形态上无法区分,性信息素组分也相同,但在组分比例上存在一定的差异。两个品系间存在一定程度的生殖隔离,但室内可以正交和反交并产生可育的F1代,F1代的性信息素比例与母本的比较相似。关于草地贪夜蛾雄性对性信息素的感受机制方面研究较少,仅见有感器形态的鉴定和对性信息素组分的触角电位反应研究的报道。根据目前草地贪夜蛾在我国的发生情况及其性信息素通讯机制的研究现状,我们建议尽快开展以下研究:(1)鉴定草地贪夜蛾我国入侵种群的雌性性信息素,尽快用于其种群动态监测及防治;(2)研究草地贪夜蛾雄性对性信息素的嗅觉编码机制;(3)研究草地贪夜蛾两个品系的行为隔离程度及其演化结局。

关键词: 草地贪夜蛾; 性信息素; 品系; 杂交代; 外周编码; 生物防治

中图分类号: Q968　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 0454-6296(2019)08-0993-10

Progress in sex pheromone communication of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae)

JIANG Nan-Ji[1,2], WANG Chen-Zhu[1,2,*] (1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The fall armyworm (FAW), *Spodoptera frugiperda*, was originally distributed in America and is able to migrate over a long distance. It spread to Europe in 1988 and Africa in 2016, and caused huge loss to grains. It first invaded Asia in 2018, and then invaded China from Myanmar in 2019 and has been rapidly distributed in a dozen provinces in China. According to its specific hosts and molecular markers, FAW can be classified into two host-specific strains, the corn strain and the rice strain. (*Z*)-9-tetradecen-1-ol acetate was identified as a sex pheromone component of FAW in 1967 for the first time. Up to 1986, the blend of (*Z*)-9-tetradecen-1-ol acetate and (*Z*)-7-dodecen-1-ol acetate at a ratio of 96.6∶3.4 showed the strongest attractiveness to FAW, and was used to monitor the population dynamics

基金项目: 国家自然科学基金项目(31772528); 中国科学院战略性先导科技专项(XDB11010300)
作者简介: 江南纪, 男, 1990年4月生, 湖南常德人, 博士研究生, 研究方向为化学生态、昆虫神经行为, E-mail: jiangnanji@ioz.ac.cn
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: czwang@ioz.ac.cn
收稿日期 Received: 2019-07-01; 接受日期 Accepted: 2019-07-12

of FAW broadly. In addition, (*Z*)-11-hexadecen-1-ol acetate, (*Z*)-9-dodecen-l-ol acetate and (*E*)-7-dodecenyl acetate in the pheromone gland extracts of female adults of FAW were reported to contribute to attracting males in different geographic regions. Both the strains are morphologically indistinguishable and share the same gland extract components, but have strain-specific ratios of pheromone components. The two strains can be hybridized in the laboratory, and the pheromone component ratio of F1 generation females is similar to that of the maternal parents. The periphery coding mechanisms to sex pheromone in FAW males are still unclear. In consideration of the occurrence of FAW in China and the progress in its sex pheromone communication, the following aspects of FAW are suggested to be investigated urgently: (1) identifying the sex pheromone of the invaded populations of FAW and using the sex pheromone for its population monitoring and control as soon as possible; (2) the olfactory coding mechanisms of males of FAW to pheromone blends; (3) the behavioral isolation between the two stains of FAW and outcomes of the hybrids.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; sex pheromone; strain; hybrid; periphery coding; biocontrol

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (fall armyworm),又称草地夜蛾、伪粘虫、秋粘虫,属鳞翅目(Lepidoptera)夜蛾科(Noctuidae)。草地贪夜蛾原产地为美洲,主要分布在美国、墨西哥、巴西及加勒比海沿岸地区(Pashley *et al.*, 1985; Pashley, 1986; Andrews, 1988; Cruz *et al.*, 1999)。除美洲外,草地贪夜蛾在欧洲、非洲、亚洲也均有发现(Descoins *et al.*, 1988; Goergen *et al.*, 2016; Feldmann *et al.*, 2019)。2019 年 1 月 13 日,草地贪夜蛾被确认入侵我国云南省,随后在湖南、湖北、河南等其他省(自治区)也见发生(吴秋琳等, 2019a, 2019b; 张磊等, 2019)。

草地贪夜蛾属于多食性昆虫,可取食禾本科、茄科、十字花科、石竹科、菊科等共计 76 科 353 种植物,但主要为害禾本科的水稻和玉米,可造成严重的产量损失(Pashley, 1986; Montezano *et al.*, 2018)。幼虫主要取食叶片,有时也会钻入花苞、花朵、果实内部进行危害。根据幼虫喜食的寄主,草地贪夜蛾分为玉米品系(the corn strain, C)和水稻品系(the rice strain, R)(Pashley *et al.*, 1985; Pashley, 1986, 1988)。玉米品系幼虫主要发生在玉米、高粱等农作物上,水稻品系幼虫主要发生水稻、牧草等作物上。在多数情况下,两种品系的幼虫为混合发生,只是在不同生境下所占比例不同(Pashley, 1986, 1989; Lu and Adang, 1996; Levy *et al.*, 2002; Nagoshi *et al.*, 2006, 2007; Machado *et al.*, 2008)。两种品系在形态上无法区分,可利用分子标记,如细胞色素氧化酶 I (cytochrome oxidase I)基因 *COI*、NADH 脱氢酶 1(NADH dehydrogenase 1)基因 *ND*1、扩增片段长度多态性 (amplified fragment length polymorphism, AFLP)位点、磷酸甘油醛异构酶(triose phosphate isomerase)基因 *Tpi* 以及水稻品系重复序列等进行区分(Pashley, 1989; Pashley and Ke, 1992; Lu *et al.*, 1994; Lu and Adang, 1996; McMichael and Prowell, 1999; Levy *et al.*, 2002; Meagher and Gallo-Meagher, 2003; Nagoshi and Meagher, 2003; Busato *et al.*, 2004; Prowell *et al.*, 2004; Nagoshi, 2010),目前最常用的分子标记为 *COI* 和 *Tpi*。张磊等(2019)分析了云南省草地贪夜蛾的 *COI* 和 *Tpi* 基因,明确入侵我国的草地贪夜蛾属于玉米品系。Liu 等(2019)最新完成的中国草地贪夜蛾的基因组测序结果中,分析了云南和广东的草地贪夜蛾 *Tpi* 基因,发现入侵中国的草地贪夜蛾来自于非洲,并且在中国也存在水稻品系。

草地贪夜蛾具有随季节长距离迁飞的能力。在美洲,发生于阿根廷和美国南部的草地贪夜蛾成虫能迁飞至美国北部和加拿大(Early *et al.*, 2018)。在非洲,草地贪夜蛾从非洲西南部扩展到非洲东部和南部地区,与其迁飞能力密切相关(Goergen *et al.*, 2016; Nagoshi *et al.*, 2018)。吴秋琳等(2019a)预测,草地贪夜蛾从我国热带和亚热带地区迁出后,应主要降落在华中地区和华东地区。迁飞的习性使得草地贪夜蛾在虫情监测上增加了难度。雌性性信息素是蛾类昆虫雌性释放、引诱雄性的一种高度灵敏和专一的信息素,利用性信息素诱蛾可作为监测草地贪夜蛾种群动态的首选方法。

1 草地贪夜蛾雌性性信息素的鉴定

性信息素在蛾类的配偶识别中起关键的作用。

雌性性信息素一般是由 2 ~ 3 个化合物组成的混合物，由雌蛾信息素腺体产生并释放（Tamaki, 1985; Allison and Cardé, 2016）。草地贪夜蛾的性信息素和信息素腺体组分已有多次报道，但结果不一（表 1）。Sekul 和 Sparks 等最早报道 *Z*9-14 : Ac 是草地贪夜蛾的性信息素组分，可在实验室内吸引雄蛾，但在田间吸引效果较差（Sekul and Sparks, 1967, 1976）。随后，他们又报道 *Z*9-12 : Ac 也是草地贪夜蛾性信息素组分，单一的 *Z*9-12 : Ac 与橄榄油混合后在田间条件下能有效吸引成虫（Sekul and Sparks, 1976; Jones and Sparks, 1979）。不过，Tumlinson 等（1986）采用单一的 *Z*9-12 : Ac 作为诱芯在田间进行诱捕实验，结果表明在常用诱捕剂量（2 mg/诱芯）下对草地贪夜蛾吸引效果极弱，而在超高剂量（25 mg/诱芯）下可以诱捕到草地贪夜蛾。由于 *Z*9-12 : Ac 诱捕草地贪夜蛾所需浓度远超一般雌蛾释放信息素的量，他们进而利用浸提和顶空收集两种方法重新提取和鉴定了草地贪夜蛾雌蛾的信息素腺体提取物和释放物，在随后的田间实验表明，*Z*9-14 : Ac 和 *Z*7-12 : Ac 为草地贪夜蛾的性信息素组分，且最佳诱捕比例为 96.6 : 3.4（Tumlinson *et al*., 1986）。Batista-Pereira 等（2006）对分布在巴西的草地贪夜蛾性信息素进行了鉴定，共发现有 7 种化合物存在于信息素腺体提取物中。他们利用气象色谱与触角电位联用仪（GC-EAD）对雌蛾性信息素腺体提取物进行检测，结果表明 *Z*9-14 : Ac 和 *Z*7-12 : Ac 可以引起雄蛾明显的触角电位反应；随后的田间实验结果进一步表明位于巴西草地贪夜蛾的性信息素有 3 个组分，分别为 *Z*9-14 : Ac, *Z*7-12 : Ac 和 *E*7-12 : Ac，最佳诱捕比例为 1 : 0.01 : 0.01。综合不同地理种群的研究结果，草地贪夜蛾性信息素重要组分为 *Z*9-14 : Ac 和 *Z*7-12 : Ac，其他腺体成分 *Z*11-16 : Ac, *Z*9-12 : Ac 和 *E*7-12 : Ac 也在不同地理种群发挥作用（Sekul and Sparks, 1967; Tumlinson *et al*., 1986; Descoins *et al*., 1988; Batista-Pereira *et al*., 2006）。值得指出的是，尽管草地贪夜蛾不同品系的研究早在 1985 年就已经开始（Pashley *et al*., 1985），但是上述性信息素鉴定的相关研究并未考虑草地贪夜蛾存在两种不同的品系。

2　草地贪夜蛾玉米品系和水稻品系性信息素的组分和比例比较及其遗传机制

2008 年，Groot 等鉴定了草地贪夜蛾玉米品系和水稻品系的信息素腺体中化合物的种类，明确两个品系的腺体提取物中都含有 7 个相同的化合物，且都以 *Z*9-14 : Ac 作为性信息素的主要组分（表 1）。Lima 和 McNeil（2009）也检测了草地贪夜蛾两个品系的雌蛾信息素腺体中含量较高的 3 种信息素化合物，确定两个品系具有相同的化合物种类。这些研究结果明确了草地贪夜蛾的两个品系均以 *Z*9-14 : Ac 作为主要的性信息素组分，并且在信息素腺体中都含有种类相同的化合物。

不过，草地贪夜蛾玉米品系和水稻品系在腺体提取物中化合物的比例关系和含量上却表现出了差异。Groot 等（2008）发现两个品系雌蛾性信息素的主要组分 *Z*9-14 : Ac 在百分比上没有差异，但玉米品系中 *Z*11-16 : Ac 所占百分比与水稻品系的相比较高，其他化合物如 12 : Ac, *Z*9-12 : Ac 和 *Z*7-12 : Ac 所占百分比较低（表 1）。Lima 和 McNeil（2009）则指出，主要信息素组分 *Z*9-14 : Ac 的百分比在玉米品系和水稻品系间存在差异，前者要显著高于后者；而 *Z*11-16 : Ac 和 *Z*7-12 : Ac 在玉米品系中所占百分比低于水稻品系。此外，*Z*9-14 : Ac, *Z*11-16 : Ac 和 *Z*7-12 : Ac 的含量在玉米品系都要高于在水稻品系，并且在羽化后第 4 天，玉米品系的雌蛾会比水稻品系的提前 2 h 开始大量释放性信息素（Lima and McNeil, 2009）。尽管玉米品系和水稻品系在性信息素含量和比例上存在一定的差异，但是田间诱捕结果显示，在玉米地采用玉米品系的诱芯诱捕到的两个品系的雄蛾数量都高于水稻品系的诱芯；在草地采用玉米品系的诱芯和水稻品系的诱芯对两个品系的雄蛾的诱捕效果没有差异；在风洞实验中两品系的雄蛾均能被两种品系的雌蛾所吸引（Unbehend *et al*., 2013）。

尽管草地贪夜蛾品系间都能被性信息素相互吸引，但玉米品系和水稻品系也存在一定程度的合子前隔离（prezygotic isolation），包括生境隔离和行为隔离（Groot *et al*., 2010）。生境隔离表现在：（1）幼虫对寄主植物有不同的喜好性，玉米品系喜食玉米、高粱等作物，而水稻品系喜食水稻、牧草等作物；（2）草地贪夜蛾两品系的发生量随寄主植物的季节性变化而变化，如玉米品系在春收时数量较多，而水稻品系在秋收时数量较多（Groot *et al*., 2010）。行为隔离表现在：（1）不同品系雌蛾性信息素比例有差别（Groot *et al*., 2008; Lima and McNeil, 2009）；（2）两品系的幼虫生长发育速率不同，玉米品系幼虫生长发育快于水稻品系（Velásquez-Vélez *et al*.,

表 1　草地贪夜蛾的性信息素腺体提取物中鉴定的化合物

Table 1　Compounds identified from the sex pheromone gland extracts of *Spodoptera frugiperda*

地理区域/品系 Geographic region/strain	*Z*11-16:Ald	*Z*11-16:Ac	*Z*11-14:Ac	11-12:Ac	*Z*10-14:Ac	*Z*9-14:Ac	*Z*9-14:Ald	*Z*9-12:Ac	12:Ac	14:Ac	16:Ac	*Z*7-12:Ac	*E*7-12:Ac	提取方法 Extraction methods	参考文献 References
美国 USA	–	–	–	–	–	100p	–	–	–	–	–	–	–	浸提 Immersion	Sekul and Sparks, 1967
美国 USA	–	–	–	–	–	–	–	100p	–	–	–	–	–	浸提 Immersion	Sekul and Sparks, 1976
美国 USA	3	9	–	2	–	69p	13	–	–	–	–	4p	–	浸提 Immersion	Tumlinson *et al.*, 1986
	–	3.5	–	1.7	–	86.9p	–	–	4.9	–	–	3.1p	–	顶空收集 Headspace collection	
	–	2.6	–	2.2	–	90p	–	–	1.9	–	–	3.2p	–	顶空收集 Headspace collection	
法国 French	–	16.66p	1.2	–	–	73.75p	3.59	0.5p	0.43	0.53	0.21	1.12p	–	浸提 Immersion	Descoins *et al.*, 1988
巴西 Brazil	–	12.9	–	–	0.3	82.8p	–	极微 Trace	0.6	1.5	–	0.8p	1.2p	浸提 Immersion	Batista-Pereira *et al.*, 2006
美国-玉米品系 USA-corn strain	–	12.4p	1.1	–	–	81.8p	–	0.8p	1.1	1.1	–	1.8p	–	浸提 Immersion	Groot *et al.*, 2008
美国-水稻品系 USA-rice strain	–	7.3p	1.6	–	–	82.4p	–	2.1p	2	1.1	–	3.6p	–		

–：未检测到 Undetectable；p：信息素组分 Pheromone component.

2011)；(3)两品系的雌蛾召唤时期、交配期、选择能力不同，雄蛾的活跃性也不同。玉米品系的雌蛾比水稻品系的提前 2 h 开始召唤行为(Lima and McNeil, 2009)，并且对雄蛾更挑剔(Saldamando-Benjumea *et al*., 2014)。玉米品系的雄蛾活跃期覆盖整晚，而水稻品系只在暗期最后 4 h 活跃(Schölf *et al*., 2009, 2011; Saldamando-Benjumea *et al*., 2014)。

草地贪夜蛾玉米品系(C)与水稻品系(R)在不同作物上数量不同，但常混合发生，因此在田间两品系间存在杂交的可能。Pashley 和 Martin (1987)发现，R×C 的 F1 代可育，而 C×R 的 F1 代不可育。Velásquez-Vélez 等(2011)研究表明，品系间杂交比品系内交配需要更长的交配时间，前者比后者更难产生后代；亲本、F1 和 F2 代之间的卵块数、幼虫数、雌蛾数、蛹发育历期、雌蛾和雄蛾寿命、蛹重、每个卵块的雌蛾数都有显著差异。Dumas 等(2015)的研究结果显示，C×C 和 R×R 的子代超过 80% 可育，而 R×C 的 F1 代约 60% 可育，但 C×R 的 F1 代则约有 30% 可育。Kost 等(2016)报道 R×C 的 F1 代雌蛾不育，具体表现在不与雄蛾交配，而产生不育的原因可能来自与 Z 染色体相连的不育位点。这些结果表明玉米品系和水稻品系之间存在合子后隔离(postzygotic isolation)。但是，也有研究报道指出，正交和反交不影响 F1 代的可育性(Whitford *et al*., 1988; Quisenberry, 1991; Groot *et al*., 2010)。可见，不同地区的两个品系间的合子后隔离程度有差异。

F1 代的雌性性信息素的报道结果也有分歧。Groot 等(2008)在室内用玉米品系雌蛾与水稻品系雄蛾杂交(C×R)，获得了 F1 代雌蛾，其 *Z*9-14:Ac 含量与玉米品系和水稻品系的均相当；*Z*11-16:Ac 的含量则接近于玉米品系雌蛾。水稻品系雌蛾与玉米品系雄蛾杂交(R×C)的 F1 代雌蛾，其 *Z*9-14:Ac 的含量则高于玉米品系和水稻品系的，*Z*11-16:Ac 的含量则接近于水稻品系雌蛾的(Groot *et al*., 2008)。正交和反交 F1 代的信息素鉴定结果表明，*Z*11-16:Ac 属于母系遗传，其他化合物如 14:Ac，*Z*11-14:Ac 和 *Z*9-12:Ac 在 F1 代中的相对含量则接近于玉米品系，表明玉米品系等位基因为显性(Groot *et al*., 2008)。Lima 和 McNeil (2009)也把玉米品系和水稻品系进行了杂交，发现 C×R 的 F1 代雌蛾，其 *Z*9-14:Ac 含量与玉米品系的相当，且高于水稻品系雌蛾的；R×C 的 F1 代雌蛾，其 *Z*9-14:Ac 含量与水稻品系的相当，因此认为 *Z*9-14:Ac 亦系母系遗传，并且与生物合成相关的基因可能位于 W 染色体上。

3　草地贪夜蛾雄性对雌蛾性信息素的感受机制

雄蛾主要利用触角上的长毛形感器感受性信息素(Kaissling, 1998)。感器内嗅觉受体神经元(odorant receptor neuron, ORN)通过其树突表达的信息素受体来感受特定的信息素分子。信息素信号经 ORN 轴突传递到脑部的初级嗅觉中枢触角叶，进一步在高级中枢完成处理和整合，从而引发雄蛾对信息素释放源的搜寻行为(Hansson and Stensmyr, 2011)。

目前关于草地贪夜蛾的性信息素的嗅觉感受机制的研究较少。Malo 等(2004)对草地贪夜蛾的触角进行了扫描电镜研究，发现触角上的感器可以分为毛形感器(sensilla trichodea)、刺形感器(sensilla chaetica)、栓锥形感器(sensilla styloconica)、腔锥形感器(sensilla coeloconica)、耳形感器(sensilla auricillica)、鳞形感器(sensilla squamiformia)和锥形感器(sensilla basiconica)共 7 类感器。随后，他们还测试了雄性对 6 种不同的信息素化合物的触角电位反应(electroantennography, EAG)，结果显示 *Z*9-14:Ac, *Z*9-12:Ac, *Z*7-12:Ac 和 *Z*9*E*12-14:Ac 能够引起雄蛾触角的电位反应，并呈现明显剂量效应。

草地贪夜蛾的基因组有过报道(Kakumani *et al*., 2014; Gouin *et al*., 2017; Liu *et al*., 2019)，鉴定的化学感受相关的基因数量见表 2。玉米品系和水稻品系均含有 69 个气味受体(odorant receptor, OR)(Gouin *et al*., 2017)，但其中的信息素受体尚未公布。此外，玉米品系和水稻品系还分别注释有 231 和 230 个味觉受体(gustatory receptor, GR)，其中的大部分都是苦味受体。大量苦味受体的形成可以从进化上部分解释草地贪夜蛾多食的特性(Gouin *et al*., 2017)。我国的研究人员也已经完成在中国发生的草地贪夜蛾基因组的测序与拼接，测序结果表明入侵中国的草地贪夜蛾中除有玉米品系，也存在水稻品系，并且分析出草地贪夜蛾玉米品系含有 75 个气味受体(OR)、220 个味觉受体(GR)、70 个气味结合蛋白(odorant binding protein, OBP)、10 个神经膜元蛋白(sensory neuron membrane protein, SNMP)(Liu *et al*., 2019)(表 2)，这为进一步从分子水平上探讨其性信息素通讯打下了基础。

表 2 草地贪夜蛾玉米品系和水稻品系化学感受相关基因的注释

Table 2 Annotation of chemosensory genes in corn and rice strains of *Spodoptera frugiperda*

品系 Strain	OR	GR	IR	OBP	CSP	SNMP	参考文献 References
玉米品系 Corn strain	69	231	42	50	22	–	Gouin *et al*., 2017
水稻品系 Rice strain	69	230	43	51	22	–	
中国玉米品系 Corn strain in China	75	220	–	70	–	10	Liu *et al*., 2019

OR: 气味受体 Odorant receptor; GR: 味觉受体 Gustatory receptor; IR: 离子受体 Ionotropic receptor; OBP: 气味结合蛋白 Odorant binding protein; CSP: 化学感受蛋白 Chemosensory protein; SNMP: 神经膜元蛋白 Sensory neuron membrane protein. –: 未报道 Not reported.

4 我国草地贪夜蛾发生区域内蛾类昆虫的性信息素比较

目前草地贪夜蛾性诱剂已有相关产品,配合桶形诱捕器可以实现诱捕,但日均诱捕量较低(和伟等, 2019)。草地贪夜蛾主要危害玉米和水稻,在这些作物上还发生多种其他蛾类昆虫,有的是它的近缘种。同域常见蛾类昆虫的性信息素见表 3。在这些蛾类昆虫中,只有草地贪夜蛾以 *Z*9-14:Ac 为性信息素主要组分,而在次要组分上种间有重叠。小地老虎 *Agrotis ipsilon* 与草地贪夜蛾在性信息素组分构成上非常相似,但是比例不同。小地老虎的性信息素为 *Z*7-12:Ac, *Z*9-14:Ac 和 *Z*11-16:Ac(比例为 60:20:20)(Hill *et al*., 1979; Wakamura *et al*., 1986; Xiang *et al*., 2009)。草地贪夜蛾以 *Z*9-14:Ac 和 *Z*7-12:Ac 为性信息素,*Z*11-16:Ac 也在一些研究中被认为能在田间诱蛾中起增效作用(Descoins *et al*., 1988; Batista-Pereira *et al*., 2006; Groot *et al*., 2008; Unbehend *et al*., 2013)。性信息素组分相同比例相反的昆虫多见于不同品系或近缘种间,如欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 的 E 和 Z 品系,二者均利用 *Z*11-14:Ac 和 *E*11-14:Ac 作为性信息素,却有相反的比例(Klun and Brindley, 1970; Anglade *et al*., 1984);

表 3 玉米和水稻上常见蛾类昆虫的性信息素

Table 3 Sex pheromones of common moths in corn and rice fields

物种和品系 Species and strain		性信息素 Sex pheromone	组分比例 Component ratio	参考文献 References
草地贪夜蛾(玉米品系) Fall armyworm	*Spodoptera frugiperda* (Corn strain)	*Z*9-14:Ac; *Z*11-16:Ac; *Z*7-12:Ac; *Z*9-12:Ac	84:13:2:1	Groot *et al*., 2008; Unbehend *et al*., 2013
草地贪夜蛾(水稻品系) Fall armyworm	*Spodoptera frugiperda* (Rice strain)	*Z*9-14:Ac; *Z*11-16:Ac; *Z*7-12:Ac; *Z*9-12:Ac	86:8:4:2	Groot *et al*., 2008; Unbehend *et al*., 2013
斜纹夜蛾 Tobacco cutworm	*Spodoptera litura*	*E*9*Z*11-14:Ac; *E*9*Z*12-14:Ac	95:5	Tamaki *et al*., 1973
甜菜夜蛾 Beet armyworm	*Spodoptera exigua*	*E*9*Z*12-14:Ac; *Z*9-14:OH	90:10	董双林和杜家纬, 2002
东方粘虫 Oriental armyworm	*Mythimna separata*	*Z*11-16: Ald	100	Zhu *et al*., 1987; Jiang *et al*., 2019
小地老虎 Black cutworm	*Agrotis ipsilon*	*Z*7-12:Ac; *Z*9-14:Ac; *Z*11-16:Ac	60:20:20	Hill *et al*., 1979; Wakamura *et al*., 1986; Xiang *et al*., 2009
棉铃虫 Cotton bollworm	*Helicoverpa armigera*	*Z*11-16Ald; *Z*9-16Ald	97:3	Nesbitt *et al*., 1979; Wang *et al*., 2005
亚洲玉米螟 Asian corn borer	*Ostrinia furnacalis*	*Z*12-14Ac; *E*12-14Ac	50:50	Cheng *et al*., 1981; Huang *et al*., 1998
二化螟 Rice stem borer	*Chilo suppressalis*	*Z*11-16:Ald; *Z*13-18:Ald; *Z*9-16:Ald	82:10:8	Nesbitt *et al*., 1975; Tatsuki *et al*., 1983
三化螟 Yellow rice borer	*Tryporyza incertulas*	*Z*11-16:Ald; *Z*9-16Ald; 16Ald	54:27:19	杜家纬等, 1987
稻纵卷叶螟(中国种群) Rice leaf folder	*Cnaphalocrocis medinalis* (China populations)	*Z*13-18:Ald; *Z*11-18:Ald; *Z*13-18:OH; *Z*11-18:OH	73:9:9:9	Wu *et al*., 2013

近缘种棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和烟青虫 *H. assulta* 以 *Z*11-16：Ald 和*Z*9-16：Ald 为性信息素，但比例相反（Wang *et al*., 2005）。草地贪夜蛾与同属的斜纹夜蛾、甜菜夜蛾在性信息素组分构成上没有重叠（表 3）。其他同域的蛾类如东方粘虫、二化螟 *Chilo suppressalis*、三化螟 *Tryporyza incertulas*、亚洲玉米螟、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 都不含有与草地贪夜蛾信息素重叠的组分（表 3）。由此推测，田间使用草地贪夜蛾性信息素诱芯，诱捕到上述其他蛾类昆虫的可能性较小，但不排除存在与别的蛾类昆虫交叉引诱的结果。

5 我国草地贪夜蛾性信息素通讯亟待研究的内容

针对草地贪夜蛾雄蛾性信息素通讯研究现状和该虫入侵我国和发生的具体情况，以下方面的内容亟需研究：

（1）入侵我国的草地贪夜蛾性信息素组分的鉴定和验证。从已有的报道看，草地贪夜蛾的性信息素组成和比例因地理种群的不同表现出一定的差异（Groot *et al*., 2008；Unbehend *et al*., 2013）。为了有效利用性信息素、提高诱芯的监测效率，需要对入侵我国的草地贪夜蛾性信息素进行再鉴定，确定最佳性信息素成分和比例。此外，入侵我国的草地贪夜蛾和起源地的草地贪夜蛾在性信息素的种类、比例、释放时间、释放量是否存在差异也是值得研究的问题。

（2）草地贪夜蛾雄蛾对性信息素的嗅觉编码研究。草地贪夜蛾雄蛾对性信息素的嗅觉感受的认识尚较肤浅，感受各组分的感器、感器内的嗅觉受体神经元及其中表达的信息素受体及其功能均尚未鉴定，值得进一步开展研究。其次，嗅觉受体神经元在初级嗅觉中枢触角叶的投射模式，触角叶的形态结构，以及更高一级对性信息素的整合编码机制，都有待深入研究。两个品系对性信息素感受机制的比较研究能进一步帮助理解草地贪夜蛾种内分化的机理，为精准监测不同品系的种群动态提供理论支持。

（3）开展品系间的生殖隔离程度以及两品系演化结局研究。已有研究指出，采自于云南的草地贪夜蛾为玉米品系（张磊等，2019），但采自广东的草地贪夜蛾既有玉米品系，也有水稻品系（Liu *et al*., 2019）。鉴于玉米品系和水稻品系的性信息素差异不大且常混合发生，两个品系间极有可能在田间进行杂交，因此研究两个品系间的生殖隔离程度以及在我国生态景观下的演化结局对掌握该物种的入侵生物学具有重要理论和实际意义，而性信息素有可能在品系间行为隔离中发挥重要作用，值得重点研究。

致谢 感谢中国科学院动物研究所唐睿博士、杨科博士和郭浩博士以及三位匿名审稿人对本文提出的修改建议。

参考文献（References）

Allison JD, Cardé RT, 2016. Variation in moth pheromones: causes and consequences. In: Allison JD, Cardé RT eds. Pheromone Communication in Moths: Evolution, Behavior, and Application. University of California Press, Oakland, CA. 25 – 41.

Andrews KL, 1980. 1980 Fall armyworm symposium: the whorlworm, *Spodoptera frugiperda*, in Central America and neighboring areas. *Fla. Entomol*., 63(4): 456 – 467.

Andrews KL, 1988. Latin American research on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Fla. Entomol*. 71(4): 630 – 650.

Anglade P, Stockel J, Cooperators IWGO, 1984. Intraspecific sex-pheromone variability in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera, Pyralidae). *Agronomie*, 4(2): 183 – 187.

Batista-Pereira LG, Stein K, de Paula AF, Moreira JA, Cruz I, Maria de Lourdes CF, Perri JJr, Corrêa AG, 2006. Isolation, identification, synthesis, and field evaluation of the sex pheromone of the Brazilian population of *Spodoptera frugiperda*. *J. Chem. Ecol*., 32(5): 1085 – 1099.

Busato GR, Grutzmacher AD, De Oliveira AC, Vieira EA, Zimmer PD, Kopp MM, Bandeira JD, Magalhaes TR, 2004. Analysis of the molecular structure and diversity of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) populations associated to the corn and rice crops in Rio Grande do Sul State. Brazil. *Neotrop. Entomol*., 33(6): 709 – 716.

Cheng ZQ, Xiao JC, Huang XT, Chen DL, Li JQ, He YS, Huang SR, Luo QC, Yang CM, Yang TH, 1981. Sex pheromone components isolated from China corn borer, *Ostrinia furnacalis* Guenée (Lepidoptera: Pyralidae), (*E*)- and (*Z*)-12-tetradecenyl acetates. *J. Chem. Ecol*., 7(5): 841 – 851.

Cruz I, Figueiredo MLC, Oliveira AC, Vasconcelos CA, 1999. Damage of *Spodoptera frugiperda* (Smith) in different maize genotypes cultivated in soil under three levels of aluminium saturation. *Int. J. Pest Manag*., 45(4): 293 – 296.

Descoins C, Silvain JF, Lalanne-Cassou B, Cheron H, 1988. Monitoring of crop pests by sexual trapping of males in Guadeloupe and Guyana. *Agr. Ecosyst. Environ*., 21(1 – 2): 53 – 56.

Dong SL, Du JW, 2002. Chemical identification and field tests of sex pheromone of beet armyworm *Spodoptera exigua*. *Acta Phytophy. Sin*., 29(1): 19 – 24. [董双林，杜家纬，2002. 甜菜夜蛾性信息素组分的鉴定及其田间试验. 植物保护学报，29(1): 19 –

24]

Du JW, Dai XJ, Xu SF, Tang XH, Zhang TP, Zhu YX, Wang MZ, 1987. Studies on sex pheromone of yellow rice borer, *Scirpophaga incertulas* (Walker), Pyralidae, Lepidoptera – Identification of chemical structure and field trapping tests. *Sci. China Ser. B*, 17 (7): 718 – 723. [杜家纬, 戴小杰, 许少甫, 唐贤汉, 张泰平, 朱育新, 王梅珍, 1987. 水稻三化螟性信息素的研究——Ⅱ. 化学结构鉴定和田间诱捕试验. 中国科学 B 辑, 17(7): 718 – 723]

Dumas P, Legeai F, Lemaitre C, Scaon E, Orsucci M, Labadie K, Gimenez S, Clamens AL, Henri H, Vavre F, Aury JM, Fournier P, Kergoat GJ, d'Alençon E, 2015. *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) host-plant variants: two host strains or two distinct species? *Genetica*, 143(3): 305 – 316.

Early R, Gonzalez-Moreno P, Murphy ST, Day R, 2018. Forecasting the global extent of invasion of the cereal pest *Spodoptera frugiperda*, the fall armyworm. *NeoBiota*, 40: 25 – 50.

Feldmann F, Rieckmann U, Winter S, 2019. The spread of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Africa: what should be done next? *J. Plant Dis. Protect.*, 126(5): 97 – 101.

Goergen G, Kumar PL, Sankung SB, Togola A, Tamò M, 2016. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in West and Central Africa. *PLoS ONE*, 11(10): e0165632.

Gouin A, Bretaudeau A, Nam K, Gimenez S, Aury JM, Duvic B, Hilliou F, Durand N, Montagné N, Darboux I, Kuwar S, Chertemps T, Siaussat D, Bretschneider A, Moné Y, Ahn SJ, Hänniger S, Grenet AG, Neunemann D, Maumus F, Luyten I, Labadie K, Xu W, Koutroumpa F, Escoubas JM, Llopis A, Maïbèche-Coisne M, Salasc F, Tomar A, Anderson AR, Khan SA, Dumas P, Orsucci M, Guy J, Belser C, Alberti A, Noel B, Couloux A, Mercier J, Nidelet S, Dubois E, Liu NY, Boulogne I, Mirabeau O, Le Goff G, Gordon K, Oakeshott J, Consoli FL, Volkoff AN, Fescemyer HW, Marden JH, Luthe DS, Herrero S, Heckel DG, Wincker P, Kergoat GJ, Amselem J, Quesneville H, Groot AT, Jacquin-Joly E, Nègre N, Lemaitre C, Legeai F, d'Alençon E, Fournier P, 2017. Two genomes of highly polyphagous lepidopteran pests (*Spodoptera frugiperda*, Noctuidae) with different host-plant ranges. *Sci. Rep.*, 7(1): 11816.

Groot AT, Marr M, Heckel DG, Schöfl G, 2010. The roles and interactions of reproductive isolation mechanisms in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. *Ecol. Entomol.*, 35(s1): 105 – 118.

Groot AT, Marr M, Schöfl G, Lorenz S, Svatos A, Heckel DG, 2008. Host strain specific sex pheromone variation in *Spodoptera frugiperda*. *Front. Zool.*, 5(1): 20.

Hansson BS, Stensmyr MC, 2011. Evolution of insect olfaction. *Neuron*, 72(5): 698 – 711.

He W, Zhao SY, Ge SS, Jiang YY, Zhao XC, Wu KM, 2019. Population prediction method using sexual trapping for *Spodoptera frugiperda*. *Plant Prot.* https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019317. [和伟, 赵胜园, 葛世帅, 姜玉英, 赵新成, 吴孔明, 2019. 草地贪夜蛾种群性诱测报方法研究. 植物保护, https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019317]

Hill AS, Rings RW, Swier SR, Roelofs WL, 1979. Sex pheromone of the black cutworm moth, *Agrotis ipsilon*. *J. Chem. Ecol.*, 5(3): 439 – 457.

Huang Y, Takanashi T, Hoshizaki S, Tatsuki S, Honda H, Yoshiyasu Y, Ishikawa Y, 1998. Geographic variation in sex pheromone of Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis*, in Japan. *J. Chem. Ecol.*, 24 (12): 2079 – 2088.

Jiang NJ, Tang R, Wu H, Xu M, Ning C, Huang LQ, Wang CZ, 2019. Dissecting sex pheromone communication of *Mythimna separata* (Walker) in North China from receptor molecules and antennal lobes to behavior. *Insect Biochem. Molec. Biol.*, https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2019.103176.

Jones RL, Sparks AN, 1979. (*Z*)-9-Tetradecen-l-ol acetate: a secondary sex pheromone of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith). *J. Chem. Ecol.*, 5(5): 721 – 725.

Kaissling KE, 1998. Pheromone deactivation catalyzed by receptor molecules: a quantitative kinetic model. *Chem. Senses*, 23(4): 385 – 395.

Kakumani PK, Malhotra P, Mukherjee SK, Bhatnagar RK, 2014. A draft genome assembly of the army worm, *Spodoptera frugiperda*. *Genomics*, 104(2): 134 – 143.

Klun JA, Brindley TA, 1970. *cis*-11-Tetradecenyl acetate, a sex stimulant of the European corn borer. *J. Econ. Entomol.*, 63(3): 779 – 780.

Kost S, Heckel DG, Yoshido A, Marec F, Groot AT, 2016. A Z-linked sterility locus causes sexual abstinence in hybrid females and facilitates speciation in *Spodoptera frugiperda*. *Evolution*, 70(6): 1418 – 1427.

Levy HC, Garcia-Maruniak A, Maruniak JE, 2002. Strain identification of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) insects and cell line: PCR-RFLP of cytochrome oxidase C subunit I gene. *Fla. Entomol.*, 85(1): 186 – 190.

Lima ER, McNeil JN, 2009. Female sex pheromones in the host races and hybrids of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chemoecology*, 19(1): 29 – 36.

Liu H, Lan T, Fang D, Gui F, Wang H, Guo W, Chen X, Chang Y, He S, Lyu L, Sahu SK, Chen L, Li H, Liu P, Fan G, Liu T, Hao R, Lu H, Chen B, Zhu S, Lu Z, Huang F, Dong W, Dong Y, Kang L, Yang H, Sheng J, Zhu Y, Liu X, 2019. Chromosome level draft genomes of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), an alien invasive pest in China. *bioRxiv*, https://doi.org/10.1101/671560.

Lu YJ, Adang MJ, 1996. Distinguishing fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) strains using a diagnostic mitochondrial DNA marker. *Fla. Entomol.*, 79(1): 48 – 55.

Lu YJ, Kochert GD, Isenhour DJ, Adang MJ, 1994. Molecular characterization of a strain-specific repeated DNA sequence in the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Mol. Biol.*, 3(2): 123 – 130.

Machado V, Wunder M, Baldissera VD, Oliveira JV, Fiuza LM,

Nagoshi RN, 2008. Molecular characterization of host strains of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Southern Brazil. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 101(3): 619–626.

Malo EA, Castrejón-Gómez VR, Cruz-López L, Rojas JC, 2004. Antennal sensilla and electrophysiological response of male and female *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to conspecific sex pheromone and plant odors. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97(6): 1273–1284.

McMichael M, Prowell DP, 1999. Differences in amplified fragment-length polymorphisms in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 92(2): 175–181.

Meagher RLJr, Gallo-Meagher M, 2003. Identifying host strains of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in Florida using mitochondrial markers. *Fla. Entomol.*, 86(4): 450–455.

Montezano DG, Specht A, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF, Sousa-Silva JC, Paula-Moraes SV, Peterso JA, Hunt TE, 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. *Afr. Entomol.*, 26(2): 286–301.

Nagoshi RN, 2010. The fall armyworm Triose phosphate isomerase (*Tpi*) gene as a marker of strain identity and interstrain mating. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 103(2): 283–292.

Nagoshi RN, Goergen G, Tounou KA, Agboka K, Koffi D, Meagher RL, 2018. Analysis of strain distribution, migratory potential, and invasion history of fall armyworm populations in northern Sub-Saharan Africa. *Sci. Rep.*, 8(1): 3710.

Nagoshi RN, Meagher RL, 2003. *Fr* tandem-repeat sequence in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 96(3): 329–335.

Nagoshi RN, Meagher RL, Adamczyk JJ, Braman SK, Brandenburg RL, Nuessly G, 2006. New restriction fragment length polymorphisms in the cytochrome oxidase I gene facilitate host strain identification of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) populations in the southeastern United States. *J. Econ. Entomol.*, 99(3): 671–677.

Nagoshi RN, Silvie P, Meagher RL, Lopez J, Machados V, 2007. Identification and comparison of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) host strains in Brazil, Texas, and Florida. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 100(3): 394–402.

Nesbitt BF, Beevor PS, Hall DR, Lester R, 1979. Female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*. *J. Insect Physiol.*, 25(6): 535–541.

Nesbitt BF, Beevor PS, Hall DR, Lester R, Dyck VA, 1975. Identification of the female sex pheromones of the moth, *Chilo suppressalis*. *J. Insect Physiol.*, 21(12): 1883–1886.

Pashley DP, 1986. Host-associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera, Noctuidae): a sibling species complex? *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 79(6): 898–904.

Pashley DP, 1988. Current status of fall armyworm host strains. *Fla. Entomol.*, 71(3): 227–234.

Pashley DP, 1989. Host-associated differentiation in armyworms (Lepidoptera: Noctuidae): an allozymic and mitochondrial DNA perspective. In: Loxdale HD, Hollander JD eds. Electrophoretic Studies on Agricultural Pests. Oxford University Press, New York. 103–114.

Pashley DP, Johnson SJ, Sparks AN, 1985. Genetic population structure of migratory moths: the fall armyworm (Lepidoptera, Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 78(6): 756–762.

Pashley DP, Ke LD, 1992. Sequence evolution in mitochondrial ribosomal and ND-1 genes in Lepidoptera: implications for phylogenetic analyses. *Mol. Biol. Evol.*, 9(6): 1061–1075.

Pashley DP, Martin JA, 1987. Reproductive incompatibility between host strains of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 80(6): 731–733.

Prowell DP, McMichael M, Silvain JF, 2004. Multilocus genetic analysis of host use, introgression, and speciation in host strains of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97(5): 1034–1044.

Quisenberry SS, 1991. Fall armyworm (Lepidoptera, Noctuidae) host strain reproductive compatibility. *Fla. Entomol.*, 74(2): 194–199.

Saldamando-Benjumea CI, Estrada-Piedrahíta K, Velásquez-Vélez MI, Bailey RI, 2014. Assortative mating and lack of temporality between corn and rice strains of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera, Noctuidae) from Central Colombia. *J. Insect Behav.*, 27(5): 555–566.

Schölf G, Dill A, Heckel DG, Groot AT, 2011. Allochronic separation versus mate choice nonrandom patterns of mating between fall armyworm host strains. *Am. Nat.*, 177(4): 470–485.

Schölf G, Heckel DG, Groot AT, 2009. Time-shifted reproductive behaviours among fall armyworm (Noctuidae: *Spodoptera frugiperda*) host strains: evidence for differing modes of inheritance. *J. Evol. Biol.*, 22(7): 1447–1459.

Sekul AA, Sparks AN, 1967. Sex pheromone of the fall armyworm moth: isolation, identification, and synthesis. *J. Econ. Entomol.*, 60(5): 1270–1272.

Sekul AA, Sparks AN, 1976. Sex attractant of the fall armyworm moth. USDA Tech. Bull., 1542. 1–6.

Tamaki Y, 1985. Sex pheromones. In: Kerkut GA, Gilbert LI eds. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. Vol. 9. Pergamon Press, Oxford. 145–191.

Tamaki Y, Noguchi H, Yushima T, 1973. Sex pheromone of *Spodoptera litura* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae): isolation, identification, and synthesis. *Appl. Entomol. Zool.*, 8(3): 200–203.

Tatsuki S, Kurihara M, Usui K, Ohguchi Y, Uchiumi K, Arai K, Yabuki S, Tanaka F, 1983. Sex pheromone of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae): the third component, *Z*-9-hexadecenal. *Appl. Entomol. Zool.*, 18(3): 443–446.

Tumlinson JH, Mitchell ER, Teal PEA, Heath RR, Mengelkoch LJ, 1986. Sex pheromone of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). *J. Chem. Ecol.*, 12(9): 1909–1926.

Unbehend M, Hänniger S, Meagher RL, Heckel DG, Groot AT, 2013. Pheromonal divergence between two strains of *Spodoptera frugiperda*. *J. Chem. Ecol.*, 39(3): 364–376.

Velásquez-Vélez MI, Saldamando-Benjumea C, Ríos-Díez JD, 2011.

Reproductive isolation between two populations of *Spodoptera frugiperda* (*Lepidoptera*, *Noctuidae*) *collected in corn and rice fields from Central Colombia*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 104(4): 826 –833.

Wakamura S, Struble DL, Matsuura H, Sato M, Kegasawa K, 1986. Sex pheromone of the black cutworm moth, *Agrotis ipsilon* Hufnagel (Lepidoptera: Noctuidae): attractant synergist and improved formulation. *Appl. Entomol. Zool.*, 21(2): 299 –304.

Wang HL, Zhao CH, Wang CZ, 2005. Comparative study of sex pheromone composition and biosynthesis in *Helicoverpa armigera*, *H. assulta* and their hybrid. *Insect Biochem. Molec. Biol.*, 35(6): 575 –583.

Whitford F, Quisenberry SS, Riley TJ, Lee JW, 1988. Oviposition preference, mating compatibility, and development of two fall armyworm strains. *Fla. Entomol.*, 71(3): 234 –243.

Wu J, Wu X, Chen H, Xu L, Liu G, Mao B, Guo R, Du Y, 2013. Optimization of the sex pheromone of the rice leaffolder moth *Cnaphalocrocis medinalis* as a monitoring tool in China. *J. Appl. Entomol.*, 137(7): 509 –518.

Wu QL, Jiang YY, Hu G, Wu KM, 2019a. Analysis on spring and summer migration routes of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) from tropical and southern subtropical zones of China. *Plant Prot.*, 45(3): 1 –9. [吴秋琳, 姜玉英, 胡高, 吴孔明, 2019a. 中国热带和南亚热带地区草地贪夜蛾春夏两季迁飞轨迹的分析. 植物保护, 45(3): 1 –9]

Wu QL, Jiang YY, Wu KM, 2019b. Analysis of migration routes of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) from Myanmar to China. *Plant Prot.*, 45(2): 1 –6. [吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明, 2019b. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析. 植物保护, 45(2): 1 –6]

Xiang YY, Yang MF, Li ZZ, 2009. Sex pheromone components of the female black cutworm moth in China: identification and field trials. *Zool. Res.*, 30(1): 59 –64.

Zhang L, Jin MH, Zhang DD, Jiang YY, Liu J, Wu KM, Xiao YT, 2019. Molecular identification of invasive fall armyworm *Spodoptera frugiperda* in Yunnan Province. *Plant Prot.*, 45(2): 19 –24. [张磊, 靳明辉, 张丹丹, 姜玉英, 刘杰, 吴孔明, 萧玉涛, 2019. 入侵云南草地贪夜蛾的分子鉴定. 植物保护, 45(2): 19 –24]

Zhu PC, Kong FL, Yu YQ, 1987. Sex pheromone of oriental armyworm *Mythimna separata* Walker. *J. Chem. Ecol.*, 13(5): 977 –981.

(责任编辑: 赵利辉)